AMEGHINIANA
Revista de la Asociación Paleontológica Argentina
Tomo II Mayo de 1962 NO. 8

132 190
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
CIENCIAS NATURALES
MUSEO DE LA PLATA
BIBLIOTECA
8 JUN 1964

LAS INTEGRACIONES CENOGENÉTICAS EN EL DESARROLLO DE LA FAUNA DE VERTEBRADOS TETRÁPODOS DE AMÉRICA DEL SUR

Por OSVALDO A. REIG *

ABSTRACT. — This paper anticipates some of the ideas of a more elaborated forthcoming paper dealing with problems of the origin and development of the South American tetrapod fauna. The author proposes to improve the use of biocoenotic conceptions in the study of problems related with historical biogeography, and to introduce the concept of coenogenesis (Sukachev) into zoological biogeography to replace the vague "historical zoogeography", as all evolutionary biogeographical inquiry must be historical, and because of the convenience of having in mind that the origin and development of faunas can be adequately understood only as the process of development of communities, not of isolated animal or plant groups.

The author comments briefly on the present ideas on the origin of the fauna of South America, as elaborated mainly by Simpson, concluding that Simpson's scheme is a valid one for the Cenozoic, *i. e.* for the time of the main history of mammals —in spite of some secondary points—, but one needs realize that the history of the faunas from Pennsylvanian (the time of the first record of tetrapods in South America) to Early Cenozoic may have had quite another pattern, including faunal relationships among Southern continental masses and the Southern origin of some of the groups incorporated to the South American biocoenosis. The factual evidence for this conception is afforded mainly by fossil discoveries in the Triassic of Brazil and Argentina and by Argentinian fossil Anurans recently discovered. These data are not discussed, being the subject of the more elaborated paper previously mentioned.

Thereafter the author discusses Simpson's concept of "faunal strata", pointing out that in its original connotation it is strictly chronological, denoting a faunal group that invades a region at a definite time. The adequacy of the term "stratum" for this coenogenetic elements is discussed; the author proposes to reject this term, because the same term is used for a quite distinct synecological concept, and because it does not clearly indicates the merely temporal connotation of the concept. He proposes the term *coenochron* for these coenogenetic units, defined as "an animal or plant group or community, whatever its origin, which enters into a given area between definite limits of geological time".

The author points out that in the analysis of the development of a given fauna or flora, other aspects must be distinguished, namely the original area of the invading elements and the migrational route they use, which may or may not be coincident. The first being a very important aspect, it is proposed to distinguish the center of origin and of original dispersion of the invading elements as an attribute of the coenochrons, discerning groups in relation with its lineage (Spanish "abolengo", as used by Ringuelet).

The author proposes further a new scheme of the main elements to be discerned in the coenogenesis of South America tetrapod fauna. This scheme is deduced from a set of four principal hypothesis with their subordinated hypothesis and from the relevant data. The new

* Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Florida 656, Buenos Aires, Argentina.

scheme distinguishes four principal coenochrones, namely: 1. *Early Coenochron*, comprising groups that entered the continent till about the Middle Jurassic, and subdivided into: 1.1. Groups of Gondwanic lineage of the Early Coenochron, and 1.2. Groups of Boreal lineage of the Early Coenochron. 2. *Meso- and Neomesozoic Coenochron*, comprising groups that entered the continent from about the Middle Jurassic till the end of the Cretaceous, and subdivided also into 2.1 Groups of Austral lineage of the Meso- and Neomesozoic Coenochron, and 2.2. Groups of Boreal lineage of the Meso- and Neomesozoic Coenochron. 3. *Mesocenozoic Coenochron*, comprising groups of possibly diverse origin, that entered South America during its isolation, by means of surface-water or other fortuitous dispersal, and 4. *Plio-Pleistocene Coenochron*, comprising the "Third Faunal Stratum" of Simpson, *i. e.* groups that entered the continent at the Late Cenozoic, immediatly before and after the establishment of the Panamian bridge, being all of Boreal origin; this coenochron is subdivided into two subordinated coenochrones, *viz.*: 4.1. Pliocene Coenochron, comprising groups that entered the continent prior to the establishment of the bridge (island hoppers or surface-water dispersal), and 4.2. Pleistocene Coenochron, comprising groups arrived after the bridge was established, in the Early Pleistocene.

The author points out that differentiation *in situ* of distinct level groups, is another main process in the development of the faunas, to be analized in a further work. Some evidence seems to indicate that South America has also been a center of origin and of dispersal of important vertebrates groups.

I. — Introducción

En un trabajo en preparación, me he propuesto revisar algunos de los fundamentos de las investigaciones biogeográficas relacionadas con el origen y el desarrollo histórico de la fauna sudamericana de tetrápodos. En él se expone una nueva teoría sobre este problema, y se discuten los datos empíricos que la soportan. La nueva teoría incluye un replanteo de la cuestión de los "estratos faunísticos" discernibles en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de Sudamérica. Adelanto en esta nota, con un comentario mínimo, el esquema de los distintos elementos que, en cuanto a su origen y la época de irrupción en la comunidad sudamericana, propongo distinguir en el análisis de ese problema, pues creo que su presentación puede ser de utilidad para los colegas paleontólogos interesados en cuestiones biogeográficas.

Como este artículo aparecerá antes que otro que dedico a problemas generales de biogeografía, se hace necesario definir y discutir aquí brevemente conceptos como el de "cenogénesis" y "estrato faunístico". Pero no quiero pasar a hacerlo sin dejar previa constancia de mi agradecimiento al doctor Jorge H. Morello, al doctor Petr Wygodzinsky y al doctor Sergio Archangelsky, por sus valiosos comentarios y sugerencias sobre el manuscrito original, y al doctor Mario Bunge, por sus observaciones epistemológicas y por haberme incitado a prestar más atención a los rigores del método y la conceptuación en el trabajo científico.

II. — Cenogénesis versus biogeografía histórica

Problemas como el que tratamos, forman tradicionalmente parte de la llamada "biogeografía histórica", "biogeografía genética" o "biogeografía dinámica". Estas denominaciones tropiezan con una primera dificultad, cuando advertimos que *toda* la indagación biogeográfica moderna y científica parte de una teoría común a toda la biología, la teoría de la evolución, en la que la conceptuación histórica, genética y dinámica es primer punto de partida. No puede haber entonces en la actualidad ninguna rama de la biogeografía que no sea partícipe de esos atributos, pues aun la mera consignación de datos de distribución presupone una teoría

histórica con cuya ayuda se interpretan los hechos en un primer nivel. Esas denominaciones introducen vaguedad en el concepto de la parte de la biogeografía que estudia específicamente el desarrollo del poblamiento actual a lo largo del tiempo geológico, y no contribuyen a discernirla con precisión de los otros objetivos de la labor biogeográfica. Al mismo tiempo, la forma tradicional de tratar los problemas por parte de la "biogeografía histórica", subestima el hecho de que su objeto deben ser los procesos de desarrollo de comunidades, y de que el enfoque biocenológico es el más racional y el de más posibilidades para la elucidación de su problemática. El impacto de una migración en la integración de una biocenosis puede comprenderse mucho mejor cuando se tiene en cuenta que los elementos inmigrantes no son taxones aislados, sino parte de una comunidad en migración. Luego del establecimiento del puente panameño, los camélidos no irrumpieron aislados a Sudamérica, sino acompañados por los félidos y por otros animales y plantas con los que mantenían estrechas relaciones bióticas. El momento de la irrupción de las serpientes solenoglifas puede ser inferido también de los datos que se tienen sobre los roedores cricétidos, que son sus más frecuentes víctimas.

Estas consideraciones nos mueven a proponer la introducción del concepto de "cenogénesis" en el campo zoogeográfico. Este término, propuesto por Sukachev (1944, 1958), forma parte del acervo terminológico y conceptual de la escuela fitocenótica de Leningrado. Sukachev define su concepto como "el desarrollo de las asociaciones (1) a través del tiempo geológico". Este término no sólo viene a llenar un vacío semántico de la biogeografía, (2) sino que también tiene connotaciones muy oportunas, ya que implica una concepción biocenológica de los procesos del devenir histórico de las comunidades orgánicas, concepción que parte de *los fenómenos reales de la unidad y de la interacción de las asociaciones biológicas entre sí y con el medio físico.* Con la adjunción de "zoo-" y "fito-" puede usarse en la forma de zoocenogénesis y fitocenogénesis cuando se lo restringe a la consideración particular de fenómenos del mundo animal o vegetal. Puede verse entonces que la introducción en el campo de la zoogeografía de un término apropiado proveniente del campo geobotánico, que hay que admitir que está más elaborado conceptualmente que el de la geografía animal, viene a llenar una verdadera necesidad.

III. — Rasgos fundamentales de la cenogénesis de los tetrápodos de América del Sur

Las cuestiones del desarrollo a lo largo del tiempo geológico de las faunas de tetrápodos de América del Sur, han sido estudiadas, dentro de los marcos de la biogeografía moderna, principalmente por Simpson (1943, 1950) y también por Colbert (1952), Romer (1952), Schaeffer (1949), Dunn (1931), Wood (1949), Hoffstetter (1954 a, 1954 b) y otros. Pero es el primero de estos autores quien contribuyó con el enfoque más general y más elaborado a la elucidación de sus problemas.

Los puntos de vista de Simpson pueden resumirse en las siguientes tres tesis: 1º) La fauna sudamericana se ha constituído por sucesivas irrupciones migratorias provenientes de Neártica, y por el desarrollo de grupos autóctonos que tomaron su origen en

(1) "Asociación" es usado aquí como sinónimo de "comunidad".

(2) Términos como "paleobiogeografía" y "paleocorología" tienen una acepción más estricta, y deben restringirse para el estudio de la distribución en el pasado.

cepas inmigrantes de ese origen. 2º) La biogeografía y la paleogeografía permiten suponer que el Continente Sudamericano estuvo unido con Norteamérica hasta el Cretácico superior o el Paleoceno inferior; que estuvo aislado como un "continente isla" durante la mayor parte del Cenozoico, para retomar sus vínculos terrestres con Norteamérica a fines del Plioceno o principios del Pleistoceno. 3º) Los componentes de la fauna sudamericana pueden así ser referidos a tres distintos "estratos faunísticos: *a*) un primer estrato, el de los "antiguos inmigrantes", que constituye el fondo inicial de la fauna sudamericana, y que se instaló en el Continente antes de la separación entre Norte y Sudamérica; *b*) un segundo estrato, el de los "antiguos saltadores de islas", que llega al Continente durante su época de aislamiento, utilizando medios de dispersión accidentales; *c*) un tercer estrato, el de los "nuevos inmigrantes y saltadores de islas", que representa la irrupción migratoria de origen norteamericano que llega al Continente luego del restablecimiento de las conexiones entre Norte y Sudamérica.

En estricta conformidad con los principios de la escuela de Matthew, esta teoría rechaza la posibilidad de que en el origen de la fauna de vertebrados de nuestro Continente hayan intervenido elementos de origen austral, que hayan utilizado para su incorporación a Sudamérica antiguas conexiones transoceánicas entre las masas continentales del Hemisferio Sur, existentes en algún momento del pasado geológico. Los datos paleogeográficos y los paleocorológicos parecen no dejar muchas dudas sobre la inexistencia de esas vinculaciones desde el comienzo del Cenozoico o mediados del Mesozoico en adelante. Participamos de la idea de que lo mismo no es válido para los tiempos anteriores al Jurásico más alto, que pueden remontarse tal vez hasta mediados del Cretácico; se dispone en la actualidad de datos empíricos relevantes que exigen concluir que hubo intercambios faunísticos y florísticos muy importantes entre África y Sudamérica, y entre Australia y Sudamérica, durante el Permo-Triásico y el Jurásico, de los que los segundos deben de haber sido probablemente más duraderos que los primeros. (Ver Romer, 1952; Reig, 1957, 1961; Couper, 1960, etc.)

Pero esto no desvirtúa el hecho de que el esquema interpretativo de Simpson que hemos esbozado sea válido si lo restringimos a la explicación de los acontecimientos cenogenéticos que han tenido lugar desde comienzos del Cenozoico hasta la actualidad. Los datos que ha manejado Simpson se refieren en su gran mayoría a mamíferos, grupo de vertebrados cuya fase evolutiva principal se desarrolló durante los últimos 70 millones de años; es decir, durante el Cenozoico. Su interpretación es coherente con todo lo que sabemos sobre las características paleogeográficas y la evolución de las asociaciones bióticas durante ese lapso de la historia geológica. Lo cual no quiere decir que haya razón para extender su teoría al panorama integral de la cenogénesis de todos los grupos de tetrápodos de América del Sur. Ese panorama incluye acontecimientos que han tenido lugar en una escala geocronológica por lo menos tres veces mayor que la que corresponde al Cenozoico, y que se remontan hasta el Pensilvánico, período en el cual ya existen datos sobre la presencia de vertebrados terrestres en América del Sur (Frenguelli, 1950). Lo que se sabe de todo ese enorme lapso de la historia de los vertebrados terrestres sudamericanos anterior al Cenozoico, lapso de unos 230 millones de años de duración, es mucho menos; y sobre todo, mucho menos preciso que lo que se refiere a los 70 millones de años que van desde el comienzo del Paleoceno. Pero existen hechos relevantes, documentados por los últimos avances de

las investigaciones paleontológicas, que atestiguan la existencia de relaciones bióticas entre tierras australes ahora separadas por las aguas oceánicas, mucho más cercanas que lo que podría esperarse si esas tierras no hubiesen estado vinculadas de alguna manera durante el Paleozoico superior y la primera mitad del Mesozoico. Estos hechos, en lo que se refiere a los tetrápodos, han sido proporcionados sobre todo por las faunas triásicas, bien conocidas para el Brasil gracias a los trabajos de Huene, y que últimamente han revelado su gran riqueza en Argentina luego de la explotación intensiva del yacimiento de Ischigualasto, entre otros. Gran parte de este caudal de datos empíricos es todavía inédito, y se sintetizan en el trabajo en preparación a que me he referido. Otra parte está en proceso de publicación o ya ha sido publicado (Casamiquela, 1959; Reig, 1959 a, 1961 b; Bonaparte MS). Otros elementos de prueba están dados por los descubrimientos paleobatracológicos argentinos recientes, dados a conocer en varias publicaciones (Casamiquela, 1960; Reig, 1957, 1959 b, 1960, 1961 a). Algunos de estos descubrimientos hablan no solamente en favor de la existencia de vinculaciones faunísticas directas entre las tierras australes durante el Mesozoico, sino también de que a éstas les ha cabido ser centro de origen de grupos importantes de vertebrados terrestres.

IV. — El concepto de "estrato faunístico"

Estos hechos obligan a replantearnos la interpretación de los acontecimientos cenogenéticos que dieron lugar a la actual fauna sudamericana de tetrápodos, y a formular las proposiciones de una nueva teoría, a la que es válido incorporar el esquema interpretativo de Simpson, ampliándolo para incluir lo nuevo que se sabe sobre la historia preterciaria de esa fauna, y modificándolo en algunos aspectos parciales para lo que corresponde al Cenozoico. Dentro de esta necesaria reformulación, la discusión de los "estratos faunísticos" es uno de los aspectos de más interés.

Fue Simpson quien habló por vez primera de "estratos faunísticos" y aplicó este concepto a la explicación de los acontecimientos de la historia de nuestra fauna, en *History of the fauna of Latin America* (Simpson, 1950). Simpson no define explícitamente el concepto de "estrato faunístico"; pero describe su contenido de manera tal, que poca duda puede caber sobre su significación. Comienza por señalar que "en una región dada, se advierte que los distintos grupos de animales han ocupado ese territorio a lo largo de períodos de tiempo de diferente duración. En general, un grupo será tanto más peculiar dentro de la escena local y tanto más diferenciado de sus parientes de otras comarcas, cuanto más largo sea el tiempo desde que se ha establecido". Simpson utiliza el ejemplo de los desdentados, los primates y los roedores cricétidos sudamericanos, para aclarar las anteriores proposiciones. Esos grupos de mamíferos revelan un grado de diferenciación en el Continente decreciente desde los primeros a los últimos. Añade luego que "El registro paleontológico confirma claramente el hecho de que estos distintos grados de diferenciación guardan correlación con la época en que los antecesores de estos animales se emplazaron en Sudamérica". La paleontología confirma que los desdentados llegaron en el Cenozoico antiguo; los primates, en el Cenozoico medio, y los cricétidos, en el Cenozoico superior. "Los tres grupos representan tres estratos faunísticos fácilmente reconocibles. La historia faunística de Sudamérica ha sido claramente episódica" (Simpson, 1950 : 372).

Surge de lo anterior que el concepto de "estrato faunístico" de Simpson es un

concepto biogeográfico esencialmente cronológico. Podría definirse como "el grupo o la asociación animal que se incorpora a una determinada área en un momento definido del tiempo geológico". Pero la individualidad de un grupo irruptor puede estar dada por notas distintas del determinante cronológico. El centro de origen puede ser distinto para grupos que irrumpen en un ámbito geográfico en un misma época; y animales que irrumpen a partir de un mismo centro de origen remoto en un mismo momento, pueden hacerlo siguiendo rutas migratorias no coincidentes. Un concepto muy importante en fitocenogénesis, el de "geoflora" (ver particularmente Axelrod, 1960), es, por ejemplo, esencialmente corológico, y se refiere a unidades de flora terciaria de acuerdo con su original distribución. En su análisis de la herpetofauna de ambas Américas, Dunn (1931) distingue también "elementos" faunísticos que han intervenido en la formación de la actual fauna herpetológica de esos Continentes, de acuerdo con su primitivo centro de diferenciación. Vemos así que vale la pena distinguir y circunscribir el concepto de "estrato faunístico", para limitarlo a *la discriminación de núcleos irruptores dentro de la determinante cronológica.*

Surge aquí la cuestión de la oportunidad del uso del término "estrato" para designar este concepto cenogenético. La cuestión se presenta por dos razones: una es que el término se utiliza para un concepto sinecológico de sentido totalmente distinto (grupo de organismos que ocupa una división vertical reconocible en una unidad de área; diferentes unidades de vegetación a distintos niveles altitudinales, etc.; ver Carpenter, 1956); la otra radica en la posible confusión con conceptos que distingan diversos elementos cenogenéticos, conforme a deteminantes diferentes de la cronológica. Ambas razones —pero sobre todo, la primera— aconsejan sustituir el término por otro nuevo y de significado más preciso. Propongo para esto la palabra *cenocrón,* (3) que une a las ventajas de la brevedad, las de sintetizar las ideas de "comunidad" y "tiempo".

En la interpretación de Simpson, el origen de la fauna sudamericana de vertebrados tetrápodos sería unilateralmente holártico. Esta tesis lo alejó de la necesidad de discernir grupos de la fauna de nuestro Continente por su distinto origen. Pero si admitimos la incidencia de elementos de origen extraholártico en la formación de nuestra fauna, se hará necesario distinguir de alguna manera a los elementos irruptores de acuerdo con su primitivo centro de origen. Ringuelet (1957), al tratar los elementos que han intervenido en la constitución de la opiliofauna argentina, señala que sus probables orígenes "están de acuerdo con la antigüedad presunta de cada grupo" (op. cit., pág. 30). Se trata aquí de antigüedad en cuanto al momento de la diferenciación filogenética de los taxones, y no en cuanto al momento de su irrupción dentro del área estudiada. Ringuelet diferencia grupos en cuanto a su posible centro de origen; en otras palabras, en cuanto a su "abolengo", término de denotación más general, que nos parece oportuno aceptar, ya que con él podemos englobar tanto el área de origen como el área de diferenciación original, las que no tienen por qué ser estrictamente coincidentes. Estos "grupos" que distingue Ringuelet, constituyen una categoría biogeográfica equivalente a los "elementos" que diferencia Dunn (1931). Las "geofloras" de Chaney y Axelrod pueden ser consideradas unidades geobotánicas de categoría aproximadamente similar; pero su concepto, mucho más elaborado, tiene connotaciones cenogenéticas más precisas.

(3) *Cenocrón,* del griego κοινος (comunidad) y χρονος (tiempo).

En el caso de la historia de la fauna de tetrápodos de América del Sur, razones de índole paleogeográfica indican que, en términos muy latos, la distribución de los cenocrones puede coincidir con el "abolengo" de los grupos irruptores. Esto vale especialmente para el Cenozoico; pero hubo épocas —v. g., durante el Triásico— en las que el panorama se torna más complejo. Allí intervinieron grupos de distinto abolengo en el enriquecimiento de la fauna sudamericana, los que deben de haber entrado en concurrencia entre sí y con las cepas previamente establecidas, a lo largo de muchos millones de años. En casos como éste, todo aconsejaría distinguir cenocrones en los que el probable origen se indique explícitamente como atributo, y cuya definición cronológica sea muy amplia. Por otra parte, y dado que la historia biogeográfica de las plantas ha obedecido a las mismas leyes generales que la de los animales, es necesario y conveniente ampliar la denotación de "cenocrón" para incluir acontecimientos fitocenogenéticos.

Entonces, para que el concepto de cenocrón alcance esta oportuna extensión, se hace necesario modificar su connotación, sustituyendo la primera definición propuesta, por ésta: *Un cenocrón es un grupo o una comunidad animal o vegetal, cualquiera sea su origen, que se incorpora a una determinada área dentro de determinados límites del tiempo geológico.*

Vemos, entonces, que si bien los distintos cenocrones constituyen una parte importante del análisis del desarrollo de las biocenosis, no es lo único que debe discernirse en ese análisis. El mismo debe incluir también, en el mismo orden de prioridad, el discernimiento de los distintos abolengos (*sensu* Ringuelet) de las unidades irruptoras. Estas dos categorías de elementos constituyentes de la integración de nuestras faunas de vertebrados tetrápodos, es lo que distinguimos en el cuadro que presentamos a continuación.

V. — Análisis de los principales elementos que han contribuído a la integración de la fauna de tetrápodos de América del Sur

El cuadro que propondremos enseguida, es una consecuencia de las siguientes hipótesis o postulados principales:

H. 1. La fauna de tetrápodos de América del Sur se ha constituído mediante la interacción y el desarrollo de núcleos faunísticos inmigrantes de distinto origen geográfico, y la lenta evolución de núcleos originados *in situ*.

H. 2. El Continente Sudamericano, al igual que cualquier otra gran unidad geográfica del globo, también ha sido centro de origen y dispersión de distintos grupos tetrápodos.

H. 3. Las corrientes migratorias que participaron en la constitución de la fauna de tetrápodos sudamericana, han seguido rutas Norte-Sur y Este-Oeste (transatlánticas), y utilizado vías migratorias de tierra firme y/o medios de dispersión accidentales.

H. 4. Los núcleos faunísticos inmigrantes han irrumpido en el Continente alocrónicamente —salvo casos eventuales de sincronismo—, constituyendo distintos cenocrones.

H. 4.1. Hasta mediados del Jurásico (aproximadamente), contribuyeron a la formación de la fauna, núcleos faunísticos tanto de abolengo boreal como otros originados o diferenciados en las masas continentales australes, incluyendo parte del África actual.

H. 4.2. Desde aproximadamente mediados del Jurásico hasta fines del Cretácico o principios del Paleoceno, la fauna recibió aportaciones migra-

torias originadas tanto en las tierras boreales como en masas continentales australes que incluían lo que es actualmente Australia, Nueva Zelandia y Antártida, excluyendo África.

H. 4.3. Desde comienzos del Paleoceno o fines del Cretácico hasta principios del Pleistoceno, América del Sur estuvo cerrada a todo tipo de intercambio faunístico masivo con otras regiones del globo; plasmó una fauna autóctona que se enriqueció con aportaciones migratorias de distinto origen, que utilizaron medios de dispersión accidentales.

H. 4.4. Hacia fines del Cenozoico, América del Sur recibió un cuantioso aporte migratorio proveniente de Neártica, que rompió el equilibrio de la fauna desarrollada durante la época de aislamiento, y originó las características de la fauna actual.

Todas estas hipótesis tienen adecuados soportes empíricos para su convalidación, cuyo análisis escapa al volumen de este artículo, y que se realiza en el trabajo que tengo en preparación. De los postulados anteriores, en conjunción con los datos empíricos conocidos, podemos inferir el siguiente cuadro de los elementos que han participado en la constitución de la fauna de tetrápodos de América del Sur:

1. CENOCRÓN PRIMIGENIO (incorporado al Continente *hasta* aproximadamente el Jurásico medio):

1.1. Grupos de abolengo gondwánico: Constituído por grupos sistemáticos de abolengo austral, coetáneos de las épocas en que existían relaciones geográficas entre América del Sur, África, Australia, Nueva Zelandia, Antártica, India, etcétera. Formarían parte de este conjunto, taxones como los tecodontes proterosuquios, laberintodontes braquiopoideos, tecodontes rauisúquidos, rincosaurios, dicinodontes, cinodontes traversodóntidos, cocodrilos protosuquios, quizá dinosaurios saurisquios, anuros pipoideos, etcétera.

1.2. Grupos de abolengo boreal: Constituído por grupos sistemáticos de abolengo boreal, que llegaron a Sudamérica a través de Norteamérica. Formarían parte de este conjunto faunístico, taxones como los tecodontes aetosáuridos, quizá los cotilosaurios procolofónidos y algunos saurisquios celurosaurios (existentes en el Triásico de Ischigualasto); probablemente, también los saurópodos jurásicos, etc.

2. CENOCRÓN MESO- Y NEOMESOZOICO:

2.1. Grupos de abolengo austral: Constituído por grupos sistemáticos de abolengo austral coetáneos de épocas geológicas en que se mantenían relaciones migratorias estables entre Sudamérica, Australia, Nueva Zelandia y Antártica. Formarían parte de este conjunto, taxones completamente extinguidos, y que no dejaron descendencia, como las tortugas meiolánidas; otros que han tenido importancia en las integraciones cenológicas ulteriores (marsupiales, anuros notobatrácidos y leptodactiloideos, tortugas quelídidas, etc.).

2.2. Grupos de abolengo boreal: Constituído por grupos sistemáticos de abolengo holártico, que llegaron al Continente vía Norteamérica, desde el Mesozoico medio hasta el momento del aislamiento de América del Sur (transición cretácico-paleocena). Comprende grugos cuyos descendientes no han llegado hasta la actualidad (condilartros, cocodrilos notosúquidos y sebecosúquidos, varios grupos de saurisquios), y otros que constituyeron la cepa de una parte del actual elenco faunístico sudamericano [quizá los xenartros, los aligatóridos, los pelomedúsidos, probablemente los bufónidos y quizá también varias familias de lagartos (iguánidos, gekkónidos) que pueden también pertenecer al cenocrón mesocenozoico].

3. CENOCRÓN MESOCENOZOICO:

Constituído por grupos sistemáticos *de posible diverso abolengo*, que llegaron a América del Sur durante la época de aislamiento, utilizando medios de dispersión accidentales. Constituyen parte importante del elenco faunístico actual del Continente (roedores histricomorfos, monos ceboideos, tortugas testudínidas, lagartos escíndidos, probablemente también anuros microhílidos, ser-

pientes colúbridas y algunas familias de lagartos que también pueden pertenecer a 2.2).

4. CENOCRÓN PLIO-PLEISTOCENO DE LOS INVASORES NEÁRTICOS:

Constituído por grupos sistemáticos de abolengo neártico que se incorporan al Continente inmediatamente antes o después del establecimiento del puente panameño. Cabe distinguir dos subgrupos:

4.1. Cenocrón plioceno: Constituído por grupos que se anticipan a la gran migración que tiene lugar luego del establecimiento del puente panameño estable, y que pueden haber utilizado rutas insulares o formas de dispersión accidentales. Están en este caso los mustélidos mefitinos, los prociónidos, los cricétidos (y con ellos probablemente las serpientes crotálidas), algunos tayassuideos (*Hyperhyus*).

4.2. Cenocrón pleistoceno: Constituído por formas que llegan a partir del Cuartario más inferior, ya establecida la ruta migratoria filtrante panameña. Se pueden distinguir aquellas formas que sobreviven en la fauna actual, como los camélidos, úrsidos, cánidos, félidos, mustélidos galictinos, mustelinos y lutrinos, tapíridos, cérvidos, pecaríes (menos *Hyperhyus*), musarañas, lepóridos, esciúridos, ránidos, pletodóntidos, quelídridos, kinostérnidos, emídidos, dermatémidos, probablemente ánguidos y quizá *Crocodilus*, y las que se han extinguido, como équidos, mastodontes, mamutes, maquerodontinos y muchos géneros de familias que sobreviven, como *Paleolama*, *Arctotherim*, *Stipanicicia*, *Megatapirus*, etc.

Pero el análisis de los elementos intervinientes de la fauna de tetrápodos sudamericana en su proceso de integración histórica no sería completo, si no incluyese la discriminación de los grupos de distinto nivel sistemático que se diferenciaron *in situ* a partir de las distintas cepas que intervinieron en ese proceso. Esa diferenciación ha sido especialmente marcada y particular durante la época del aislamiento; pero tuvo también importantes manifestaciones en las épocas anteriores. Parece muy verosímil que algunos de los grupos diferenciados probablemente *in situ*, como los anuros anficelos (Reig, 1960), han sido el punto de partida de oleadas migratorias que poblaron otras masas continentales. El análisis de este proceso de diferenciación *in situ* es tema de un trabajo futuro.

BIBLIOGRAFÍA

AXELROD, D. I., 1960. "The Evolution of flowering Plants", in Sol Tax: "The evolution of Life", Vol. I : 227-305. Univ. Chicago Press.

BONAPARTE, J. F., MS. "Descripción del cráneo y mandíbula de *Exaeretodon frenguellii*. Comparación con Diademodontidae, Tritylodontidae y los cinodontes sudamericanos" (en prensa).

CARPENTER, J. R., 1956. "An ecological glossary", New York (Hafner Publishing Co. Inc.), i-x, 1-306 y Apéndice.

CASAMIQUELA, R., 1959. "Noticia preliminar sobre dos nuevos estagonolepoideos argentinos." *Ameghiniana*, 2, 1 : 3-9.

— 1960. "Datos preliminares sobre un pipoideo fósil de Patagonia." Actas y trabajos del Primer Congreso Sudamericano de Zoología, La Plata, 1959, 4 : 17-21.

COLBERT, E. H., 1952. "The Mesozoic Tetrapods of South America." *Bull. Amer. Mus. Nat. History*, 99, 3 : 237-249.

COUPER, R. A., 1960. "Southern Hemisphere Mesozoic and Tertiary Podocarpaceae and Fagaceae and their palaeogeographic significance." *Proc. Royal Soc.*, Series B, Nº 949, Vol. 152 : 491-500.

DUNN, E. R., 1931. "The Herpetological Fauna of the Americas." *Copeia*, 1931, 3: 105-119.

FRENGUELLI, J., 1950. "Ichnites en el Paleozoico superior del Oeste argentino." *Rev. Asoc. Geol. Arg.*, 5, 3 : 136-148.

HOFFSTETTER, R., 1954a. "Le peuplement mammalien et les connexions continentales de l'Amérique du Sud au Tertiaire." *C. R. Sic. Biogéogr.*, 1954, Nº 222 : 50-53.

— 1954b. "Évolution de la composition faunique mammalienne en Amérique du Sud, au cours du Cénozoique." *C. R. Soc. Biogéogr.*, 1954, Nº 274 : 73-78.

REIG, O. A., 1957. "Los Anuros del Matildense", en P. N. Stipanicic y O. A. Reig, "El Complejo Porfírico de la Pata-

gonia extraandina y su fauna de anuros". *Acta Geol. Lilloana*, 1 : 231-297.

— 1959a. "Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios del Triásico de Ischigualasto." *Rev. Asoc. Geol. Arg.*, 13, 4 : 257-270.

— 1959b. "Primeros datos descriptivos sobre los anuros del Eocretáceo de la provincia de Salta (Rep. Argentina)." *Ameghiniana*, I, 4 : 3-8.

— 1960. "Lineamentos generales de la historia zoogeográfica de los anuros." Actas y Trabajos del Primer Congreso Sudamericano de Zoología, La Plata, 1959, I : 271-278.

— 1961a. "Noticia sobre un nuevo anuro fósil del Jurásico de Santa Cruz (Patagonia)." *Ameghiniana*, 2, 5 : 73-78.

— 1961b. "Acerca de la posición sistemática de la familia Rauisuchidae y del género *Saurosuchus* (Reptilia, Thecodontia)." Publicaciones Museo Munic. C. Nat. y Tradic. de Mar del Plata, 1, 3 : 73-114.

RINGUELET, R. A., 1957. "Biogeografía de los arácnidos argentinos del orden Opiliones." Contribuciones Cient. Fac. Ciencias Exactas y Nat., Serie Zool., 1, 1 : 1-33.

ROMER, A. S., 1952. "Discussion of E. H. Colbert's The Mesozoic Tetrapods of South America." *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 99, 3 : 250-254.

SCHAEFFER, B., 1949. "Anurans from the Early Tertiary of Patagonia." *Bull. Amer. Mus. Nat. History*, 93, 2 : 41-68.

SIMPSON, G. G., 1943. "Turtles and the origin of the fauna of Latin America." *Amer. Journal of Science*, 241, 7 : 413-429.

— 1950. "History of the fauna of Latin America." *Amer. Scientist*, 38 : 361-389.

SUKACHEV, V. N., 1958. "On the principles of genetic classification in biocenology." *Ecology*, 39, 2 : 364-367.

WOOD, A. E., 1950. "Porcupines, Paleogeography, and Parallelism." *Evolution*, IV, 1: 87-98.